

ECO-EPIDEMIOLOGIA DE *HAEMONCHUS CONTORTUS BAHIENSIS*, ECOTIPO PRESENTE EN OVINOS DE ZONAS ARIDAS DE VENEZUELA

GUSTAVO MORALES & LUZ A. PINO

Laboratorio de Ecología de Parásitos, Núcleo Universitario "Rafael Rangel", Universidad de los Andes Trujillo (3102-A) – Venezuela

Ecoepidemiology of *Haemonchus contortus bahiensis* infection: Ecotype of sheep from Venezuelan arid zone – *The frequency distribution of female Haemonchus contortus bahiensis Grisi, 1974 in sheep from Venezuelan arid zones is 15.32% for the type with vulvar flap, 51.6% for the vulvar-knob and 33.07% for smooth type. A Shannon-Weaver diversity index corresponding to 1.44 bits was calculated for these forms with similarities in the general size, egg-size and in the number of the longitudinal cuticular ridges. An aggregated kind of distribution in the host population according to the K parameter of a negative binomial distribution was recorded for male and female worms. A complicated interaction was observed between the abundance, aggregation and prevalence of this ecotype and the importance of these findings is discussed with regard to host-parasite relationships.*

Key words: ecoepidemiology – *Haemonchus contortus bahiensis* – sheep – Venezuela

La especie *Haemonchus contortus* es polimórfica (Daskalov, 1971) al igual que otros trichostrongylidos donde el fenómeno parece ser común (Isenstein, 1971; Morales, 1983; Morales & Cabaret, 1985; Cabaret et al., 1986). En el caso particular de *H. contortus* el polimorfismo es muy evidente en las hembras lo que ha permitido discriminarlas en tres tipos básicos en relación con la ornamentación supravulvar, en lisas, botonadas y con lengüeta (Rose, 1966). Para Daskalov (1971; 1972; 1975) y Lejambre (1977) el determinismo de los tipos morfológicos es de orden genético. Das & Whitlock (1960), realizaron un estudio con cepas de *H. contortus* procedentes de diversas regiones geográficas y concluyen que las consistentes diferencias morfológicas en relación a la frecuencia de los tres morfotipos básicos son válidas para la creación de sub-especies y variedades. En este trabajo el término de sub-especie es utilizado indistintamente del de ecotipo tal como lo plantean Whitlock & Lejambre (1981). La creación de sub-especies con basamentos en los criterios antes mencionados es fuente de controversias entre los morfologistas clásicos y biosistemáticos, ya que estos últimos han utilizado dicho término en la definición de cepas de diversos orígenes geográficos; en este sentido *H. contortus* es uno de los casos más notables y polémicos, ya que para unos las variaciones morfológicas antes mencionadas son insuficientes y no autorizan la creación de sub-especies (Gibbons, 1979), mientras que para otros son los "marcadores" que justifican dichas subdivisiones (Das & Whitlock, 1960; Rao & Rahman, 1967; Martinez, 1968; Lejambre & Whitlock, 1968; 1976; Grisi, 1974). La información

existente evidencia que los ecotipos de *H. contortus* son una realidad biológica que no puede ser desconocida y a tal efecto nos propusimos como objetivo central del presente estudio la caracterización ecoepidemiológica de la subespecie de *H. contortus* parásito de los ovinos de zonas áridas de Venezuela.

MATERIALES Y METODOS

Descripción de la zona – Los ovinos utilizados en el presente trabajo provenían de las localidades de Los Arangües, El Culebrero y La Granja, todas pertenecientes al Distrito Torres del Estado Lara. La clasificación de las zonas de vida se hizo según Holdrige (Ewel et al., 1976) y son de transición de bosque muy seco tropical hacia bosque espinoso y de bosque espinoso hacia maleza desértica (Morales et al., 1986). Los valores promedios de la temperatura máxima, mínima y de precipitación mensual de las zonas en las que se llevó a cabo el estudio son representadas en la Fig. 1.

Métodos parasitológicos – Para la realización del presente trabajo se colectaron un total de 69 cuajos de ovinos adultos infestados en condiciones naturales y sacrificados en el Matadero Semi-industrial de Carora, Edo. Lara, en el lapso de tiempo comprendido entre el mes de Febrero de 1984 hasta Febrero de 1985. El número exacto de animales examinados cada mes y los detalles técnicos sobre el procesamiento de dichas visceras son suministrados en otras publicaciones (Morales & Pino, 1977; Morales et al., 1986). Para el estimado del número total de machos y de cada morfotipo hembra encontrado por hospedador examinado en base a la alícuota tomada (20% del volumen total) empleamos la fórmula de Clark et al. (1971).

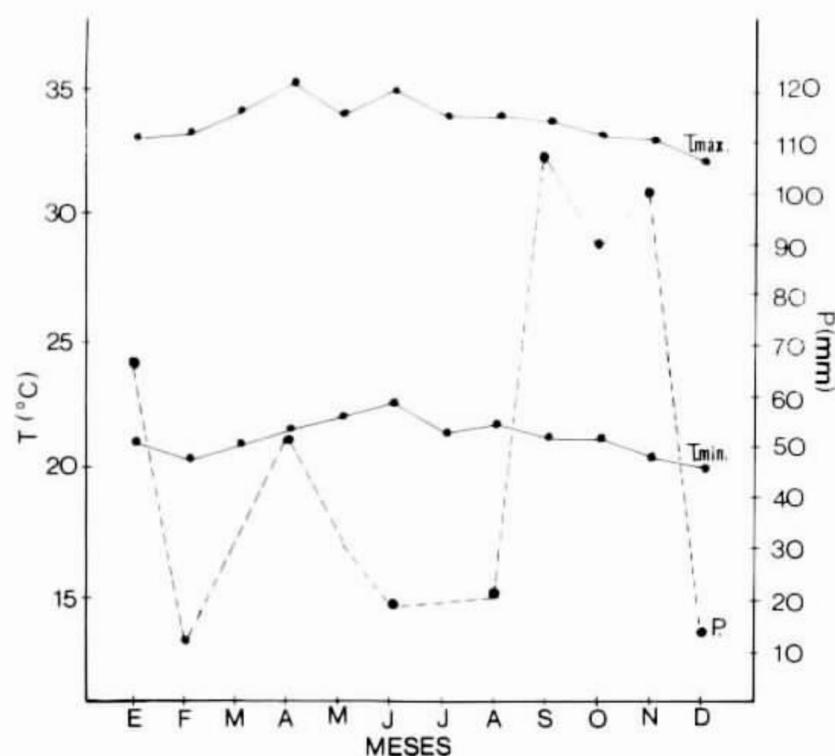


Fig. 1: Valores de temperatura máxima (T. máx.), mínima (T. mín.) y de precipitación promedio (P), mensuales durante el año 1984 en las zonas de proveniencia de los ovinos del presente estudio.

Caracterización morfológica y morfométrica

Las mediciones corporales y los dibujos del symplome fueron realizados con un microscopio calibrado y provisto de tubo de diseño, según las recomendaciones de Locquin & Langeon (1978). Tanto en los machos como en las hembras se utilizaron criterios cualitativos y cuantitativos clásicos en el estudio de nematodos (Morales, 1983) y los cortes transversales en la parte media del cuerpo para la descripción del symplome se realizaron según la técnica de Durette-Desset (1983).

En el presente trabajo se emplean los siguientes términos ecológicos de utilidad en parasitología: Prevalencia, Abundancia y Frecuencia o Dominancia propuestos por Margolis et al. (1982).

Sobredispersión de *H. contortus* en el seno de la población hospedadora — La sobredispersión o agregación de los machos y de cada morfotipo hembra en el seno de la población hospedadora fue determinada mediante el cálculo del coeficiente de agregación (K) en forma clásica (Southwood, 1975; Cancela da Fonseca, 1966). Dicho índice ha sido definido como el parámetro de contagio de la distribución binomial negativa (Rojas, 1964; Cancela da Fonseca, 1966; Southwood, 1975; Rabinovich, 1980) y es de gran utilidad para la comprensión del equilibrio de la relación hospedador-parásito (Anderson, 1978; Anderson & Gordon, 1982; Kennedy, 1975). Cuanto menor es el valor de K más contagiosamente están distribuidos los individuos (Cancela da Fonseca, 1966; Rojas, 1964). Se determinó además el coeficiente de agregación común (Kc) de acuerdo a la fórmula suministrada por Southwood (1975).

Prevalencia estimada o tasa de infección teórica — El establecimiento de la tasa de infección teórica, se basa en el conocimiento de que la distribución de frecuencias del número de parásitos por hospedador es sobredispersada y puede ser descrita por la probabilidad de distribución de la binomial negativa (Croll et al., 1982). La fórmula por nosotros empleada es la de Anderson (1978) modificada por Cabaret (1982).

Abundancia estimada — Sobre la base de consideraciones similares a las anteriormente expuestas en torno a la distribución de frecuencias del número de parásitos por hospedador examinado y su aproximación a una binomial negativa, procedimos mediante el empleo de la fórmula de Croll et al. (1982) al estimado de la abundancia teórica.

En ambas fórmulas, nosotros empleamos el valor del coeficiente de agregación común y no el valor promedio del coeficiente de agregación mensual, ya que consideramos que Kc suministra un valor global más idóneo que el valor promedio mensual.

Índice de diversidad del ecotipo de *H. contortus* indentificado — El índice de diversidad utilizado fue el de Shannon-Weaver y la fórmula empleada es extraída de Daget (1979).

Todos los cálculos del índice de diversidad se hacen con logaritmos de base 10 y el resultado final es multiplicado por 3,322 para obtener el valor en bits (Blondel, 1979; Daget, 1979).

Métodos estadísticos — Com datos, cuya distribución fue gaussiana o eran normalizables mediante las transformaciones adecuadas, empleamos pruebas paramétricas clásicas como el coeficiente de correlación lineal simple (Sokal & Rohlf, 1979), el cual fue utilizado con los valores mensuales de la agregación, la prevalencia y la abundancia, donde se procedió primero a estimar los coeficientes de correlación dos a dos y luego se calcularon los coeficientes de correlación parcial, de gran utilidad ya que permiten evidenciar la asociación entre dos de las variables consideradas liberándolas de la influencia de una tercera variable la cual se mantiene constante (Daniel, 1980; Schwartz, 1981). Para evaluar el efecto sobre la agregación que ocasiona el mantener la prevalencia constante (tanto baja como elevada) variando solamente la abundancia y viceversa, realizamos un análisis de regresión lineal múltiple, calculándose además los correspondientes coeficientes de correlación y de determinación (Little & Hills, 1979). Antes de aplicar estos métodos estadísticos procedimos a la normalización de los datos, empleándose en el caso de la prevalencia por tratarse de porcentaje la transformación arc

$\text{sen}^{-1}\sqrt{P}$ y para la abundancia, la logaritmica, en lo referente a los valores de la agregación no fue necesario, ya que su distribución tuvo una varianza muy inferior a la media.

Para la comparación de las reparticiones observadas de los morfotipos hembras de *H. contortus* reportados en Bahía, (Brasil) por Grisi (1974), con la encontrada por nosotros empleamos la prueba G (Sokal & Rohlf, 1979) a un nivel de significación del 1%. Cuando la distribución de los datos se correspondió con una binomial negativa y no se logró su normalización mediante la transformación logaritmica, que es la recomendada en este tipo de situación (Cancela da Fonseca, 1965; Vannier & Cancela da Fonseca, 1966) recurrimos al empleo de pruebas no paramétricas (Siegel, 1982) tales como el análisis de varianza de una clasificación por rangos de Kruskal-Wallis, el cual utilizamos para evidenciar si existían diferencias entre las cargas parasitarias de *H. contortus* por ovino examinado en cada mes del año. Con el fin de establecer si existía asociación entre los incrementos de la pluviometría mensual y los incrementos de la abundancia de *H. contortus*, se determinaron previamente los correspondientes índices de variación estacional, tanto para la pluviometría como para las abundancias parasitarias por el método de la media aritmética (Rivas, 1980), luego los valores obtenidos fueron dicotomizados otorgándosele el valor de 1 a todos aquellos valores superiores a la unidad y de cero a los inferiores, esto posibilitó el cálculo del coeficiente de correlación de punto (ϕ), de gran utilidad para evaluar el grado de asociación entre dos variables dicotomizadas (Morales & Pino, 1987). Se escogió la pluviometría en vista de que la misma manifestó incrementos en relación al promedio anual durante algunos meses de año (Abril, Septiembre, Octubre y Noviembre), mientras que la temperatura se mantuvo prácticamente constante durante todo el año.

RESULTADOS

De un total de 69 ovinos examinados se encontraron parasitados 48 por *H. contortus*, lo cual significa una prevalencia del $69,57\% \pm 10,85\%$ ($P < 0,05$). No se encontraron diferencias significativas entre la distribución de frecuencias de los morfotipos hembras de *Haemonchus contortus bahiensis* Grisi, 1974 y la de los morfotipos por nosotros diagnosticados (Tabla I). El valor del índice de diversidad de Shannon-Weaver es de 1,44 bits y la razón macho/hembra es igual a $0,75 \pm 0,12$ ($P < 0,05$). En la Fig. 2 se muestran los symlophes de los machos y de los morfotipos hembras y se observa que son similares, constatamos además que hay aretes cuticulares que desaparecen mientras que otros aparecen, lo cual mantiene un número de aretes cuticulares a nivel de la parte media del cuerpo bastante constante (Fig. 2,e).

En la Tabla II observamos que las medidas corporales y el número de aretes del symlophe de las hembras con lengüeta, botón o lisas son similares.

En lo referente a las medidas promedios de los huevos, vemos que dichas medidas varían entre límites muy estrechos y son también similares en los tres morfotipos hembras (Tabla III).

Las medidas corporales de los machos de *H. contortus* son suministrados en la Tabla IV.

La frecuencia de los morfotipos hembras es independiente de la abundancia (Tabla V).

En la Tabla VI se constata que el incremento de la abundancia ocasiona una disminución de la agregación ($r = 0,71$ $P < 0,05$) y que con una prevalencia constante la agregación disminuye cuando la abundancia parasitaria se incrementa y viceversa.

TABLA I

Comparación de las reparticiones observadas de los morfotipos hembras de *H. contortus bahiensis* reportada por Grisi (1974) con respecto a la encontrada por nosotros

Autor	Morfotipos		
	○	△	□
Grisi, 1974	1069 (15,60%)	3384 (49,41%)	2396 (34,98%)
Morales y Pino, 1986	842 (15,32%)	2836 (51,61%)	1817 (33,07%)
$G = 6,40 \quad X^2_{0,01} = 9,2$ (N.S.)			

○ : morfotipo hembra con lengüeta supravulvar
 △ : morfotipo hembra con botón
 □ : morfotipo hembra liso

G : Estadístico de prueba
 X^2 : Ji - cuadrado tabulado
 N.S. : No significativo

La Tabla VIII nos muestra que tanto los machos como las hembras de *H. contortus* se encuentran fuertemente sobredispersadas en el seno de la población de los hospedadores, como lo evidencian los bajos valores del coeficiente de

agregación tanto mensual como común. No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre las tasas de infestación observada y teórica y los cálculos de las abundancias arrojaron resultados similares.

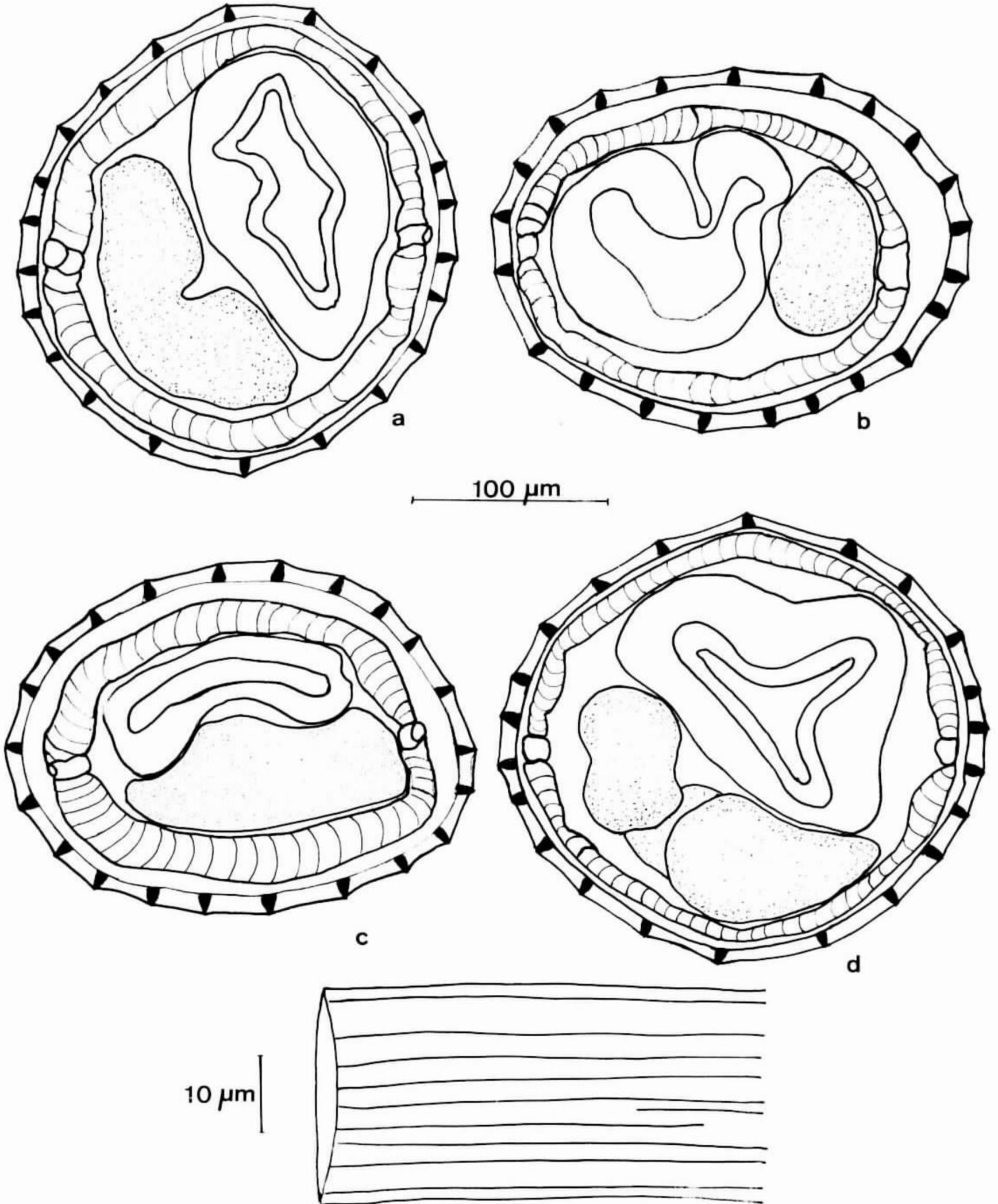


Fig. 2: *Haemonchus contortus bahiensis*, corte transversal en la porción media del cuerpo del morfotipo hembra con lengüeta (a), con botón (b) y lisa (d), y del macho (c). Superficie cuticular en la porción media del cuerpo (e).

TABLA II

Medidas en milímetros y número de aretes del symlophe de las hembras de *H. contortus bahiensis*

Morfotipo	n	A	B	C	D	E	F	G
Lengüeta	21	24,05 ± 2,3 CV: 23,89%	0,279 ± 0,02 CV: 12,79%	0,409 ± 0,02 CV: 12,47%	0,462 ± 0,03 CV: 13,85%	4,09 ± 0,20 CV: 10,52%	0,69 ± 0,1 CV: 12,64%	22,3 ± 0,3 CV: 2,6%
Botón	21	24,2 ± 1,5 CV: 13,3%	0,293 ± 0,02 CV: 11,3%	0,407 ± 0,03 CV: 13,5%	0,448 ± 0,03 CV: 14,7%	3,86 ± 0,17 CV: 9,46%	0,69 ± 0,1 CV: 12,8%	22,4 ± 0,01 CV: 4,09%
Liso	21	24,24 ± 1,6 CV: 14,65%	0,274 ± 0,02 CV: 11,4%	0,402 ± 0,02 CV: 11,35%	0,455 ± 0,03 CV: 13,26%	3,98 ± 0,26 CV: 13,96%	0,72 ± 0,07 CV: 10,76%	22,11 ± 0,2 CV: 2,2%

n: número total de hembras medidas

A: Largo total

B: Ancho a nivel de la parte media del cuerpo

C: Distancia deiridios - apice

D: Distancia ano-punta de la cola

E: Distancia vulva-punta de la cola

F: Largo del ovoyector

G: Número de aretes cuticulares

CV: Coeficiente de variación

TABLA III

Medidas en micras de los huevos de *H. contortus bahiensis*

Morfotipo	Largo ± IC	Ancho ± IC	n
Lengüeta	63,67 ± 0,9 cv: 10,55%	37,37 ± 0,52 cv: 9,44%	176
Botón	61,85 ± 0,55 cv: 6,23%	37,88 ± 0,48 cv: 8,8%	191
Liso	61,36 ± 0,86 cv: 10,21%	37,65 ± 0,48 cv: 9,3%	205

n : número de huevos medidos

cv : coeficiente de variación

IC : intervalo de confianza a un nivel $\alpha = 5\%$

TABLA IV

Medidas en milímetros y número de aretes del symlophe de los machos de *H. contortus bahiensis* (n = 40)

Dimensiones corporales	X ± IC	C.V. (%)
Largo total	16,25 ± 0,59	11,69
Ancho	0,216 ± 0,007	10,69
Deiridios - Apice	0,408 ± 0,010	8,08
Espícula derecha	0,453 ± 0,006	4,42
Barba derecha	0,045 ± 0,001	8,17
Espícula izquierda	0,449 ± 0,006	4,67
Barba izquierda	0,026 ± 0,001	16,22
Gubernáculo	0,223 ± 0,005	7,17
Nº de aretes	23,43 ± 0,43	5,85

X: media aritmética

I.C.: intervalo de confianza a un nivel $\alpha = 5\%$

C.V.: coeficiente de variación

n : número de machos

No existen diferencias estadísticamente significativas entre las cargas parasitarias por ovino examinado en los diferentes meses del año ($H = 15,83 < X^2_{0,05} = 19,67$ N.S.), tampoco se encontró asociación entre los incrementos mensuales de la abundancia parasitaria y los incrementos de la precipitación mensual en el curso del año ($\phi = 0,004$ N.S.).

TABLA V

Coefficientes de correlación lineal simple (r) entre la abundancia mensual de *H. contortus bahiensis* y la frecuencia mensual de cada uno de los morfotipos hembras en el curso del año (n = 12 pares de datos)

Morfotipo	r	P ≤ 0,05
Lengüeta	0,21	N.S.
Botón	0,20	N.S.
Liso	0,06	N.S.

N.S. = no significativo

TABLA VI

Coefficientes de correlación lineal simple (r) entre la abundancia (X), la agregación (Y) y la prevalencia (Z) mensual de *H. contortus bahiensis* y los coeficientes de correlación parcial entre dos de las variables consideradas al mantener la tercera constante (n = 12 datos para cada variable y $\alpha = 5\%$)

Coefficiente de correlación lineal simple

$$r_{xy} = 0,71 *$$

$$r_{xz} = 0,38$$

$$r_{yz} = 0,56$$

Coefficientes de correlación parcial

$$r_{xy.z} = 0,65 *$$

$$r_{xz.y} = 0,03$$

$$r_{yz.x} = 0,45$$

*Significativo a un nivel $\alpha = 5\%$

TABLA VII

Ecuación de regresión lineal múltiple y sus respectivos coeficientes de correlación múltiple y de determinación entre la agregación (Y), la abundancia (X_1) y la prevalencia (X_2) mensual de *H. contortus bahiensis*

Ecuación de Regresión:

$$Y = - 1,25506 + 0,6994 (\log x_1 + 1) + 0,3387 \text{ ARC sen}^{-1} \sqrt{x_2}$$

Coefficiente de correlación múltiple

$$R = 0,77 \quad (P \leq 0,01)$$

Coefficiente de determinación

$$R^2 = 0,60$$

TABLA VIII

Estadísticas epidemiológicas e índices de agregación mensual promedio (K) y común (Kc) de *H. contortus bahiensis* parásito de ovinos de zonas áridas de Venezuela

	Morfotipos	Po (%)	Pe (%)	Ao	Ac	K ± Ic	Kc
Hembras	Lengüeta	43,48	66,23	12,2	12,17	0,450 ± 0,196	0,288
	Botón	56,52	93,06	39,79	39,67	0,490 ± 0,263	0,645
	Liso	55,07	87,91	26,33	26,33	0,469 ± 0,179	0,541
Machos		60,87	94,97	57,72	57	0,542 ± 0,278	0,669

Po (%) : Prevalencia observada

Pe (%) : Prevalencia estimada

Ao : Abundancia observada

Ac : Abundancia estimada

Ic : Intervalo de confianza ($P < 0,05$)

DISCUSION

Para Macko (1983a), el concepto de subespecie está basado en el reconocimiento de la variabilidad geográfica de los organismos, lo cual a su vez está claramente establecido en el código de nomenclatura zoológica (Jeffrey, 1973). Nosotros consideramos que al reportarse un determinado ecotipo es indispensable acompañar dicha información con al menos el climadiagrama de la zona, ya que un ecotipo es una subespecie adaptada a determinadas condiciones ambientales y la ausencia de este tipo de información dificulta enormemente las comparaciones. El análisis estadístico entre la distribución de frecuencias de los morfotipos hembras de *Haemonchus contortus bahiensis* Grisi, 1974 y nuestro material, resultó no ser significativo y por lo tanto consideramos que el ecotipo por nosotros diagnosticado es *H. c. bahiensis*, lo cual está en concordancia con lo planteado por Macko (1983b), para quien las subespecies pueden diferir en la frecuencia relativa de los morfos y para ser consideradas como distintas dicha diferencia debe ser estadísticamente significativa.

El índice de diversidad de Shannon-Weaver que le corresponde a este ecotipo es de 1,44 bits y fue establecido sobre la distribución de abundancias de los tres morfotipos básicos (lengüeta, botón y lisos). Si dichas hembras hubieran tenido una distribución de morfotipos similar, el índice obtenido hubiera sido igual al de la diversidad máxima ($D. \text{máx} = 1,58$ bits), pero esto no fue así debido a la dominancia del morfotipo botón que representó el 51,61% del total de las hembras.

Las variaciones en la región vulvar de las hembras de *H. contortus* han sido motivo de discusión por diversos autores, así tenemos que para Hermoso et al. (1982) dichas variaciones son consecuencia o bien de la madurez sexual del parásito o influenciadas por el hospedador o incluso de tipo estacional, así vemos que los autores antes mencionados encontraron pequeñas diferencias iso-enzimáticas entre las hembras con lengüeta con respecto a las botonadas pero las atribuyen a un efecto hospedador. Para Gibbons (1979), la distribución de frecuencias de los morfotipos hembras no son suficientes para la creación de nuevas subespecies, basándose dicha autora en criterios exclusivamente morfológicos, pero Whitlock & Lejambre (1981) cuestionan la estricta aplicación de los criterios de la taxonomía morfológica que ignora las evidencias de tipo inmunológico, bionómico, patológico y de resistencia a los anti-helmínticos de los diversos ecotipos de *H. contortus* descritos.

Así tenemos que Das & Whitlock (1960), autores de las subespecies *H. c. contortus* y *H. c. cayugensis*, reportan diferencias bionómicas en-

tre dichos ecotipos, ya que no observaron el fenómeno de autocuración en *H. c. cayugensis*, el cual ha sido considerado como característico en las infestaciones de *H. c. contortus*. Además, también ha sido señalado que incluso los tipos morfológicos de un mismo ecotipo poseen propiedades biológicas diferentes, siendo conocido que los huevos de hembras "lisas" de *H. c. cayugensis*, son más pequeños y pueden evolucionar a temperaturas elevadas (40°C) y más rápidamente que los de las hembras lingüiformes (Lejambre & Whitlock, 1976), existiendo también reportes sobre diferencias de patogenicidad y de resistencia a los anti-helmínticos (Lejambre & Ractliffe, 1976; Whitlock & Lejambre, 1981; Chermette, 1982). La aplicación de los criterios de la taxonomía basada únicamente en aspectos morfológicos pueden llevar a considerar a los morfos de una misma especie como especies diferentes como ocurrió con varios nemátodos de la subfamilia Ostertagiinae, en los cuales fue el criterio de la determinación de las barreras reproductivas lo que clarificó la situación (Daskalov, 1974; Lancaster et al., 1983; Morales, 1983; Morales & Cabaret, 1985) o a identificar a especies gemelas como una especie única, cuya separación requiere de otros criterios, ya que los morfológicos en esas situaciones son insuficientes, tal como ha sido demostrado por diversos autores (Bartoli, 1981; 1983; Euzet & Combes, 1980; Genermont, 1979; Bremner, 1955; Daskalov, 1965; Lejambre, 1979; 1983a; 1983b). Desde el punto de vista morfométrico, nuestros valores son coincidentes con los reportados para *H. contortus* en forma global, por diversos autores (Ransom, 1911; Travassos, 1921; Gibbons, 1979; Soulsby, 1982) y en particular las medidas de las espículas son coincidentes con las suministradas por Grisi (1974). En lo referente al número de aretes cuticulares conseguimos que es poco variable como lo demuestran los bajos valores de los coeficientes de variación que no alcanzaron en ninguno de los casos el 6% (2,2% a 5,85%), lo cual indica que dicho número puede ser de interés en la elaboración de claves diagnósticas. Epidemiológicamente las infestaciones naturales se aprecian normalmente tomando en consideración solamente la abundancia y la prevalencia, mientras que la dispersión de los parásitos en el seno de la población hospedadora es raramente tomada en cuenta a pesar de que ella influye considerablemente en el equilibrio hospedador-parásito (Anderson, 1978). Es conocido que la distribución de frecuencias de las cargas parasitarias en una población de hospedadores es caracterizada por una varianza muy superior a la media, lo cual matemáticamente se corresponde con la ley binomial negativa (Kennedy, 1975), cuyo parámetro "K" ha sido definido como el parámetro de contagio de dicha distribución (Rojas, 1964)

y es también una medida de la agregación (Rojas, 1964; Cancela da Fonseca, 1966; Vannier & Cancela da Fonseca, 1966). Fue Crofton (1971), uno de los primeros en emplear el criterio de la dispersión de los parásitos en el seno de la población hospedadora como un medio para explicar la autoregulación del sistema hospedador-parásito, ya que él considera que la mayoría de las especies de parásitos son capaces de matar a sus hospedadores si están presentes en grandes cantidades y que la muerte de un hospedador altamente infestado se traduce en la remoción de un número importante de parásitos del sistema, lo cual es un interesante mecanismo regulador, ya que en condiciones naturales muchos hospedadores están negativos o contienen pocos parásitos y solamente unos pocos están altamente infestados.

Para Esch et al. (1977), la sobredispersión de las infrapoblaciones, (es decir de las poblaciones parásitas sin incluir sus formas de vida libre) reducen o minimizan la competencia. Existe una relación inversa entre el valor del coeficiente K y la agregación o sobredispersión ya que cuanto menor es dicho valor mayor es la agregación de los individuos (Rojas, 1964; Cancela da Fonseca, 1966; Vannier & Cancela da Fonseca, 1966; Anderson, 1978; Anderson & Gordon, 1982; Cabaret, 1982; Cabaret & Morales, 1983). Es bien conocido que dicha sobredispersión es consecuencia de muy variados factores como la edad, sexo, estado fisiológico, estado inmunológico (Lyons, 1978) o a causas de índole genética (Wakelin, 1985) a lo cual podemos agregar la variabilidad infestante de las formas de invasión (L_3) y a la interacción condiciones ambientales receptividad del hospedador (Cabaret & Morales, 1983; Morales et al., 1986). En general, constatamos que tanto los machos como los morfotipos hembras se encuentran altamente sobredispersados en el seno de la población hospedadora como lo muestran los bajos valores del coeficiente de agregación K , tanto mensual como común, lo cual puede ser considerado como un factor de equilibrio en la relación hospedador-parásito (Anderson, 1978). En este tipo de análisis se debe considerar también la tasa de infestación teórica, ya que un bajo valor de K acompañado de una tasa de infestación teórica más elevada que las observadas es indicativo de que los parásitos están concentrados con sus mayores cargas en solo unos pocos hospedadores (Cabaret & Morales, 1983). Nuestros resultados demuestran que la integración entre la abundancia, la agregación y la prevalencia se da en una forma muy compleja, así vemos que el conocimiento de la tasa de infección teórica y de la agregación nos permite estimar con exactitud la abundancia parasitaria, lo cual constituye una información de gran interés epidemiológico y para el diseño y

evaluación de programas de control parasitario. La constatación de que la abundancia y la agregación con una prevalencia constante se encuentran correlacionadas y que el incremento de la abundancia manteniendo la prevalencia estable ocasiona una disminución de la agregación es de suma importancia, ya que el aumento del valor de K significa una disminución de la sobredispersión y el paso de una distribución binomial negativa hacia la distribución al azar o poissoniana (Cancela da Fonseca, 1966) de indiscutibles efectos desventajosos tanto para la población de hospedadores como para la de los parásitos, ya que ello indica que todos los hospedadores infestados tienen cargas similares y al ser estas altas se afectarían los parámetros poblacionales de los hospedadores y se elevaría su mortalidad (Anderson, 1978; Lyons, 1978) y por consiguiente la de los parásitos.

El caso contrario, es decir bajas cargas con una prevalencia constante tendría un efecto de disminuir el valor de K , lo cual es ventajoso para la población parasitaria, fundamentalmente para parásitos de sexos separados como *H. contortus* y más aún en situaciones como la encontrada por nosotros de una relación macho/hembra de $0,75 \pm 0,12$, ya que se favorece la probabilidad del encuentro entre los dos sexos, porque un bajo valor de K aún con muy bajas densidades es muy favorable para el contacto macho/hembra y por ende de la actividad reproductiva de los parásitos.

Lo anteriormente expuesto demuestra que la prevalencia, la agregación y la abundancia se encuentran en un equilibrio dinámico y que el parámetro K de la distribución binomial negativa es un magnífico descriptor empírico de la disposición espacial de los parásitos en el seno de la población de hospedadores (Croll et al., 1982; Cabaret & Morales, 1983).

En lo referente a la no existencia de variación mensual entre las cargas parasitarias por animal examinado en el curso del año y a la ausencia de asociación entre los picos del coeficiente de variación mensual de la pluviometría en relación con los picos de la abundancia parasitaria mensual creemos que se debe básicamente a que el conocimiento de la temperatura y la pluviometría en el macroambiente no explica el efecto de los factores microambientales sobre las formas de vida libre de los parásitos, tal como lo plantea Levine (1963), ya que han sido señaladas la existencia de considerables diferencias entre macro y microambiente (Thomas, 1974) y por consiguiente para el correcto análisis de la influencia de los factores ambientales se requiere sin lugar a dudas de la información referente al microclima y su relación con la sobrevivencia de las formas de vida libre de los parásitos.

RESUMEN

Ecoepidemiología de *Haemonchus contortus bahiensis*, ecotipo presente en ovinos de zonas áridas de Venezuela — *Haemonchus contortus bahiensis* Grisi, 1974 parasita a los ovinos de zonas áridas de Venezuela. En las hembras de dicho ecotipo la distribución de frecuencias por nosotros observada fue de un 15,32% para el morfotipo con lengüeta supravulvar, de un 51,61% para el botonado y de un 33,07% para el liso. Correspondiéndole a dicho ecotipo un índice de diversidad de Shannon-Weaver de 1,44 bits. Las medidas corporales, el tamaño de los huevos y el symlophe son similares en los tres morfotipos.

La disposición espacial tanto de los machos como de las hembras en el seno de la población de hospedadores es de tipo contagiosa siendo bien descrita por el parámetro K de la distribución binomial negativa. Se evidenció la existencia de una compleja interacción entre la abundancia, la agregación y la prevalencia de dicho ecotipo y se discute su importancia sobre el equilibrio hospedador-parásito.

Palabras Claves: ecoepidemiología — *Haemonchus contortus bahiensis* — ovinos — Venezuela

RESUMO

Eco-epidemiologia de *Haemonchus contortus bahiensis*, ecotipo presente em ovinos de zonas áridas da Venezuela — Nas fêmeas do dito ecotipo a distribuição de frequência observada foi de 15,32% para o morfotipo com lingueta supravulvar, de 51,61% para o tipo com botão vulvar e de 33,07% para o tipo liso. A esse ecotipo corresponde um índice de diversidade de Shannon-Weaver igual a 1,44 bits. As medidas corporais, o tamanho dos ovos e o número de estrias cuticulares longitudinais são semelhantes nos três morfotipos.

A disposição espacial, tanto dos machos quanto das fêmeas na população de hospedeiros é do tipo contagiosa, sendo bem descrita pelo parâmetro K da distribuição binomial negativa. Se verificou a existência de uma complexa interação entre a abundância, a agregação e a prevalência do citado ecotipo, discutindo-se sua importância no equilíbrio hospedeiro-parasito.

Palavras-chave: eco-epidemiologia — *Haemonchus contortus bahiensis* — ovinos — Venezuela

REFERENCIAS

- ANDERSON, R., 1978. The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology*, 76 :119-157.
- ANDERSON, R. & GORDON, D., 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, 85 :373-398.
- BARTOLI, P., 1981. Ségrégation biologique et écologique de deux especes jumelles sympatriques de trématodes (Trematoda, Gymnophallidae). *Z. Parasitenkd*, 65 :167-180.
- BARTOLI, P., 1983. Population ou especes?. Recherches sur la signification de la transmission de trématodes Lepocreadiinae (T. Odhner, 1905), dans deux écosystemes marins. *Ann. Parasitol. Hum. Comp*, 58 :117-139.
- BLONDEL, J., 1979. *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris.
- BREMNER, K.C., 1955. Cytological studies on the specific distinctness of the ovine and bovine "strains" of the nematode *Haemonchus contortus* (Rudolphi) Cobb (Nematoda: Trichostrongylidae). *Australian J. Zool*, 4 :146-151.
- CABARET, J., 1982. L'appréciation de L'infestation des mollusques par les protostrongylidés: des paramètres utilisés et de leurs interrelations. *Ann. Parasitol. Hum. Comp*, 57 :367-374.
- CABARET, J. & MORALES, G., 1983. Strategie comparée des infestations naturelles par *Teladorsagia circumcincta* et *T. trifurcata* chez les ovins. *Parasitologia*, 25 :171-177.
- CABARET, J.; MORALES, G. & DURETTE-DESSET, M.C., 1986. Caractérisation de *Teladorsagia circumcincta* et *T. trifurcata*. II. Aspects morphologiques. *Ann. Parasitol. Hum. Comb*, 61 :55-64.
- CANCELA DA FONSECA, J.P., 1965. L'outil statistique en biologie du sol. I. Distributions de fréquences et test de signification. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 2 :299-332.
- CANCELA DA FONSECA, J.P., 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 3 :381-407.
- CHERMETTE, R., 1982. L'Haemonchose ovine et ses particularités, importance et situation actuelle en France. *Le Point Veterinaire*, 13 :21-28.
- CLARK, C.; TUCKER, A. & TURTON, J., 1971. Sampling technique for estimating round worm burdens of sheep and cattle. *Exp. Parasitol*, 30 :181-186.
- CROFTON, H.D., 1971. A model of host-parasite relationships. *Parasitol*, 63 :343-364.
- CROLL, N.A.; ANDERSON, R.A.; GYORKOS, T.W. & GHADIRIAN, E., 1982. The population biology and control of *Ascaris lumbricoides* in a rural community in Iran. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 2 :187-199.
- DAGET, J., 1979. *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris.
- DANIEL, W., 1980. *Bioestadística*, Edit. Limusa, México.
- DAS, K. & WHITLOCK, J., 1960. Subspeciation in *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803). Nematoda, Trichostrongyloidea. *Cornell Vet.*, 50 :182-197.
- DASKALOV, P., 1965. On the reproductive isolation between *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) Cobb, 1898 and *Haemonchus placei* (Place, 1893) Ransom, 1911. *Bull. of the Central Helminthological Laboratory*. Bulgarian Academy of Sciences, 10 :11-17.

- DASKALOV, P., 1971. *Haemonchus contortus*: Genetically Determined Polymorphism in females. *Exp. Parasitol.*, 29 :351-366.
- DASKALOV, P., 1972. *Haemonchus contortus*: Factors determining the polymorphism of linguiform females. *Exp. Parasitol.*, 32 :364-368.
- DASKALOV, P., 1974. Reproductive relations between *Ostertagia circumcincta*, *Teladorsagia davtiani* and *Ostertagia trifurcata* (Nematoda, Trichostrongylidae). *Izv. Chl.*, 17 :69-72. (en bulgaro).
- DASKALOV, P., 1975. *Haemonchus contortus*: New data on its genetic constitution. *Exp. Parasitol.*, 37 :341-347.
- DURETTE-DESSET, M.C., 1983. *Keys to genera of the superfamily Trichostrongyloidea*, Nº 10 C.A.B., London.
- ESCH, G.; HAZEN, T. & AHO, H., 1977. Parasitism and r and K selection. In G. Esch *Regulation of parasite population*. Academic Press, London.
- EUZET, L. & COMBES, C., 1980. Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. Société Zoologique de France Nº 40; les problèmes de l'espèce dans le regne animal, editada por Ch. Bocquet, J. Genermont y M. Lamotte, Société Zoologique de France, París.
- EWEL, J.; MADRIZ, A. & TOSI, J., 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Ediciones del FONAIAP. Ministerio de Agricultura, Venezuela.
- GENERMONT, J., 1979. *Les Mécanismes de L'évolution*. Dunod Université, París.
- GIBBONS, L., 1979. Revision of the genus *Haemonchus* Cobb, 1898 (Nematoda: Trichostrongylidae). *System. Parasitol.*, 1 :3-24.
- GRISI, L., 1974. Variações morfológicas dos espículos e dos processos vulvares de *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) de *Capra hircus* L. e *Ovis aries* L. do Estado da Bahia (Nematoda - Trichostrongylidae). *Arq. Univ. Fed. Rural Rio de Janeiro*, 2 :73-83.
- HERMOSO, R.; VALERO, A. & MONTEOLIVA, M., 1982. Electroenfoque de las proteínas solubles y electroforésis de isoenzimas en *Haemonchus contortus* Rudolphi, 1803. *Rev. Ibérica de Parasitología*, Vol. extra: 301-306.
- ISENSTEIN, R., 1971. The polymorphic relationship of *Cooperia oncophora* (Railliet, 1898), Ransom, 1907 To *Cooperia surnabada* Antipin, 1931 (Nematoda: Trichostrongylidae). *J. Parasitol.*, 57 :316-319.
- JEFFREY, CH., 1973. *Nomenclatura biológica*. Herman Blume ediciones, Madrid.
- KENNEDY, C., 1975. *Ecological animal parasitology*. Blackwell Scientific Publication, Londres.
- LANCASTER, M.B.; HONG, C. & MICHEL, J.F., 1983. *Polymorphism in the Trichostrongylidae in "Concepts in Nematode Systematics"* editado por Stone, A.R.; H.M. y Khalil, L.F.; Academic Press, London.
- LEJAMBRE, L.F., 1977. Genetics of vulvar morphotypes in *Haemonchus contortus cayugensis* from the finger lakes region of New York. *Int. J. Parasitol.*, 7 :9-14.
- LEJAMBRE, L., 1979. Hybridization studies of *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1803) and *H. placei* (Place, 1893) (Nematoda: Trichostrongylidae). *Int. J. for Parasitol.*, 9 :455-463.
- LEJAMBRE, L., 1983a. Pre-mating barriers to species hybridization in *Haemonchus*. *Int. J. for Parasitol.*, 13 :365-370.
- LEJAMBRE, L., 1983b. Pre-mating barriers in Hybrid *Haemonchus*. *Int. J. for Parasitol.*, 13 :371-375.
- LEJAMBRE, L. & WHITLOCK, J., 1968. Seasonal fluctuation in linguiform morphs of *Haemonchus contortus cayugensis*. *The J. Parasitol.*, 54 :827-830.
- LEJAMBRE, L.F. & WHITLOCK, J., 1976. Changes in the hatch rate of *Haemonchus contortus* eggs between geographic regions. *Parasitology*, 73 :223-238.
- LEJAMBRE, L. & RACTLIFFE, L., 1976. Response of *Haemonchus contortus cayugensis* to a change in the ratio of smooth to linguiform. *Parasitology*, 73 :213-222.
- LEVINE, N., 1963. Weather, climate, and the bioeconomics of ruminants nematode larvae. *Adv. Vet. Sci.*, 8 :215-261.
- LITTLE, T. & HILLS, F., 1979. *Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura*. Editorial Trillas, México.
- LOCQUIN, M. & LANGERON, M., 1978. *Manuel de Microscopie*. Masson, París.
- LYONS, K., 1978. *The biology of helminth parasites*. Edward Arnold, Londres.
- MACKO, J.K., 1983a. To the problem of morphospecies, taxospecies and biospecies. I. The establishment of species of the biomorphospecies and biotaxospecies types. *Helminthologia*, 20 :13-20.
- MACKO, J.K., 1983b. On the subspecies in parasites with respect to helminths. *Folia Parasitologica*, 30 :107-116.
- MARGOLIS, L.; ESCH, G.; HOMES, J.; KURIS, A. & SCHAD, G., 1982. The use of ecological terms in parasitology. *J. Parasitol.*, 68 :131-133.
- MARTINEZ, F., 1968. Fórmula del proceso vulvar de *Haemonchus contortus* (Nematoda, Trichostrongylidae) en ovejas españolas, con la descripción de una posible subespecie, *H. contortus hispanicus*. *Rev. Iber. Parasitol.*, 28 :473-477.
- MORALES, G., 1983. Caracterisation morphologique, biologique et épidémiologique de *Teladorsagia trifurcata* et *T. circumcincta*. These Doct; Université Pierre et Marie Curie, París VI, Francia.
- MORALES, G. & CABARET, J., 1985. Determinación de las relaciones polimórficas entre *Teladorsagia circumcincta* (Stadelman, 1984) y *Teladorsagia trifurcata* (Ransom, 1907) en condiciones experimentales. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 80 :85-90.
- MORALES, G. & PINO, L.A., 1977. *Manual de diagnóstico helmintológico en rumiantes*. Colegio Méd. Vet. Estado Aragua, Venezuela.
- MORALES, G. & PINO, L.A., 1987. *Parasitología Cuantitativa*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana (en prensa).
- MORALES, G.; PINO, L.A.; ALDANA, E.; PERDOMO, L. & MOLINA, E., 1986. Comparación entre las comunidades de nemátodos parásitos de ovinos y caprinos criados en zonas áridas de Venezuela. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 81 :185-190.
- RANSOM, B.H., 1911. The nematode parasitic in the alimentary tract of cattle, sheep, and other ruminants, Bulletin 127 of the Bureau of Animal Industry of the U.S. Department of Agriculture, Washington.
- RAVINOVICH, J., 1980. *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. C.E.C.S.A., México.

- RAO, N. & RAHMAN, S., 1967. The vulval flap of *Haemonchus contortus* from local sheep. *Mysors J. Agric. Sci.*, 1 :168-175.
- RIVAS, E., 1980. *Estadística Aplicada*. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- ROJAS, B.A., 1964. La binomial negativa y la estimación de intensidad de plagas en el suelo. *Fitotecnia Lat. Amer.*, 1 :27-37.
- ROSE, J., 1966. The vulval flap formula of *Haemonchus contortus* from sheep in south east England. *Res. Vet. Sci.*, 7 :480-483.
- SCHWARTZ, D., 1981. *Méthodes statistiques a l'usage des médecins et des biologistes*. Flammarion Medicine Sciences, París.
- SIEGEL, S., 1982. *Estadística no paramétrica*. Edit. Trillas, México.
- SOKAL, R. & ROHLF, J., 1979. *Biometría*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- SOULSBY, E.J.L., 1982. *Helminths, Artropods and Protozoa of domesticated animals*. Baillière - Tindal, Londres.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1975. *Ecological methods*. Chapman and Hall, Londres.
- THOMAS, R., 1974. *The role of climate in the epidemiology of nematode parasitism in ruminants*. En: The effects of meteorological factors upon parasite. Editado por: A.E. Taylor y R. Muller, Blackwell Scientific publications, Londres.
- TRAVASSOS, L., 1921. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, 13 (1) :5-88.
- VANNIER, G. & CANCELA DA FONSECA, J.P., 1966. L'échantillonnage de la microfaune du sol. *La Terre et La Vie*, 1 :77-104.
- WHITLOCK, J.H. & LEJAMBRE, L.F., 1981. On the taxonomic analysis of the genus *Haemonchus* Cobb, 1998. *System. Parasitol.*, 3 :7-12.
- WAKELIN, D., 1985. Genetic control of immunity to helminth infections. *Parasitol. Today*, 1 :17-23.